

# 棉铃虫对氮的消耗和利用

吴坤君 龚佩瑜 李秀珍

(中国科学院动物研究所)

**摘要** 在25℃下分别用棉叶/桃和人工饲料饲养棉铃虫 (*Heliothis armigera*)，测定幼虫对食物中氮的利用效率，以及通过棉铃虫不同发育期的氮流。除棉叶/桃组2—3龄幼虫的氮累积速率低于4龄幼虫外，两组幼虫对食物中氮的消耗速率、虫体氮的累积速率(毫克氮/毫克干重/天)和幼虫含氮百分率均随幼虫龄期的增加而降低。氮的排出速率(毫克氮/毫克干重/天)在2—3龄期间趋于降低，但4龄以后略有升高，幼虫发育后期的粪便含氮百分率也趋于升高。因此，幼虫在4龄以后对食物中氮的利用效率显著降低，表明它对氮的需要逐渐减少。人工饲料的含氮量约比棉桃高70%，但棉叶/桃组幼虫对氮的同化效率却比人工饲料组幼虫高10%左右。两组雌蛹-成虫的氮转化率在71—74%之间。雌蛾含有的氮约有37% (人工饲料组) —45% (棉叶/棉桃组) 用于繁衍后代。本试验提供的资料结合含糖量和含水量较多的寄主植物器官对幼虫有较好营养效应的假设可以比较合理地解释棉铃虫在田间为害习性。

**关键词** 棉铃虫 氮预算

棉铃虫 (*Heliothis armigera*) 幼虫在发育过程中对寄主植物的不同器官有明显的选择性。成虫一般只产卵于棉花上部果枝的幼小嫩叶或小蕾苞叶，初孵幼虫即取食这些嫩叶或钻入生长点尚未展开的叶缝内为害，蜕皮1—2次后才钻入蕾、铃取食，4龄以后主要为害棉铃(孟祥玲等, 1962)。棉株的不同器官、同一器官在生长过程中，营养成分都有相当大的变化(钦俊德等, 1962; 曾益良等, 1982)。根据对棉铃虫食性和营养的研究, 钦俊德等(1962)认为, 含水量高、含糖较多的寄主植物器官对棉铃虫幼虫有较好的营养效应。氮是生命物质——蛋白质的基本组成元素之一, 昆虫生长快、繁殖力强, 必然要及时从食物中摄取大量的含氮物质并有效地加以利用和转化。寄主植物的含氮量还被认为是调节植食性昆虫生长的一个重要作用因素 (Mattson, 1980; White, 1978, 1984; Tuomi 等, 1984)。本文报道棉铃虫幼虫取食棉叶/桃和人工饲料时对食物中氮的利用效率, 分析氮在棉铃虫生活史中的流动情况。同时选用人工饲料饲养棉铃虫是为了在饲料含氮量不变的条件下比较幼虫在发育过程中对氮利用效率的变化。

## 材料和方法

用紫云英-麦胚人工饲料(吴坤君, 1985)连续饲养的棉铃虫作为试验虫源。初孵幼虫统一用人工饲料饲养, 从2龄起分组进行试验, 一组喂以棉花(品种: 徐州142)的不同器官, 即2—3龄幼虫喂以嫩叶, 4、5、6龄幼虫分别喂以5—10、10—15天和15天以上日龄的棉桃。另一组始终用上述人工饲料饲养。老熟幼虫在土中化蛹。成虫喂以10%的蔗糖和果糖(1:1)混合液。试验在25 ± 1℃、14—16小时/日光照下进行。幼虫每次

本文于1985年12月收到。

本工作在马世骏教授领导下进行, 并承蒙仔细阅读文稿, 提出宝贵修改意见, 特此致谢。

蜕皮后即测定鲜重、在前一龄期的取食量和排粪量。用同样条件下饲养的虫源测定各龄幼虫始期、蛹、成虫和卵的含水、含氮百分率,从而折算出棉铃虫在各发育期的平均含氮量,并以相邻两个发育期含氮量之差作为它在前一发育期增加的氮量。样品的含水量在80℃下烘干测定,含氮量按凯氏法(中国土壤学会土壤分析专业委员会编,1974)测定两次,取平均值。幼虫头壳、末龄幼虫蜕下的表皮和头壳、蛹壳等在常规饲养中收集、测定并计算其平均含氮量。老熟幼虫在建造蛹室时消耗的氮、成虫羽化时排出物和成虫期排泄物含有的氮以及由于成虫鳞片、绒毛等脱落所损失的氮分别由相应发育期的氮平衡收支式间接计算。

为叙述方便,文中使用术语规定如下:

氮同化效率 (A/C) = (摄入的氮-排出的氮)/摄入的氮

氮消耗速率 (NCR) = 幼虫摄入的氮(毫克)/幼虫干重(毫克)/历期(天)

氮排泄速率 (NER) = 幼虫排出的氮(毫克)/幼虫干重(毫克)/历期(天)

氮生成速率 (NPR) = 幼虫增加的氮(毫克)/幼虫干重(毫克)/历期(天)

上述术语中的幼虫干重均为“指数平均干重  $W_e$ ”,按 Gordon (1968) 的定义,  $W_e = \Delta W / \ln(W_f/W_i)$ ,  $W_f$ ,  $W_i$  分别为幼虫在相邻两个龄期开始时的干重。

## 结果 和 分 析

### 一、食物、虫体和粪便含氮量的变化

供试食料、虫体组织和粪便的含氮百分率见图1。人工饲料含总氮3.17%,比嫩棉叶低14.4%,约比棉桃高67%。棉桃的含氮率随日龄的增加略有降低。两组幼虫的含氮率都随龄期的增加而降低,以末龄幼虫期降低的幅度最大。雌蛹的含氮百分率略高于雄蛹。两性蛹的平均含氮率分别是人工饲料的2.3倍,棉桃的3.8倍。

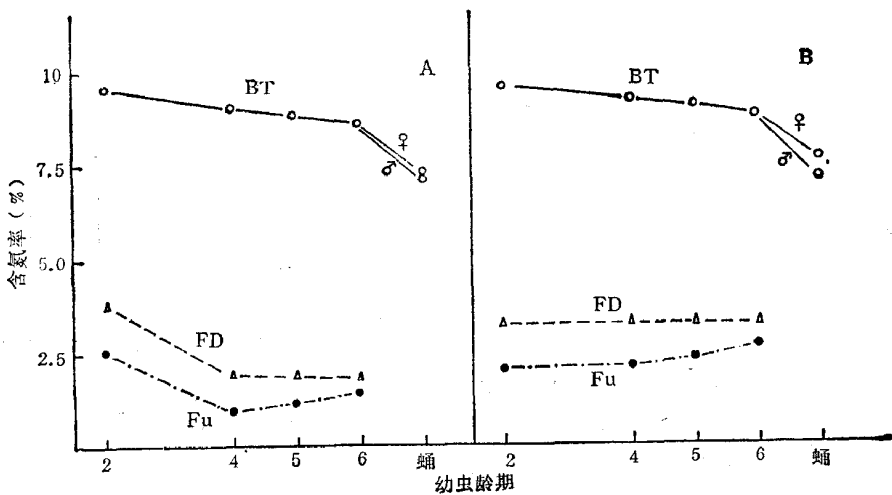


图1 幼虫期食物(FD)、虫体(BT)和粪便(Fu)的含氮百分率变化

A. 棉叶/桃组 B. 人工饲料组

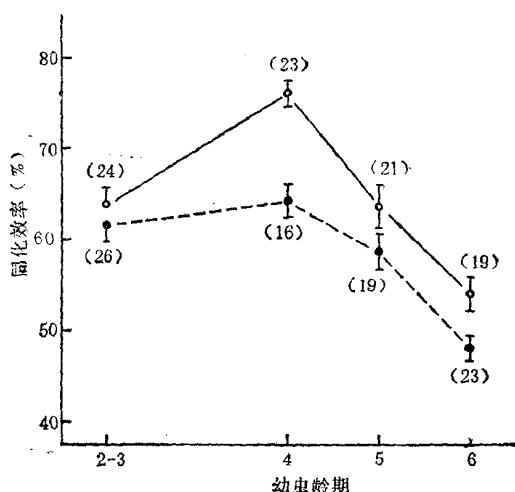


图2 棉铃虫幼虫期对食物氮的同化效率 ( $M \pm SE$ )。图中数字是测定的幼虫数

○——○ 棉叶/桃组 ●-----● 人工饲料组

棉叶/桃组幼虫的粪便含氮百分率以2—3龄幼虫期最高,4龄幼虫期最低,其后又稳定地升高;人工饲料组幼虫在发育过程中粪便的含氮率始终稳定地增加,但4龄以后增加的幅度较大。自然食料组2—3龄幼虫期粪便含氮率较高,表明幼虫不能有效利用棉叶中的含氮物质。

## 二、幼虫对氮的利用和转化

幼虫在2龄初期平均含氮约0.02毫克/条,化蛹后两性蛹的平均含氮量约为试验开始时的300倍(棉叶/桃组)—380倍(人工饲料组),两组雌蛹的平均含氮量均显著高于雄蛹 ( $p < 0.05$ )。

幼虫在发育过程中对食料中氮的利用效率变化很大(图2)。两组棉铃虫均以4龄幼虫期对氮的同化效率(A/C)最高,其后逐龄显著降低 ( $p < 0.01$ )。2—3龄幼虫的A/C也显著低于4龄幼虫的A/C ( $p < 0.01$ )。棉叶/桃组2—3龄幼虫和5龄幼虫的A/C相差不显著 ( $p > 0.05$ ),但人工饲料组2—3龄幼虫的A/C显著高于5龄幼虫的相应值 ( $p < 0.01$ )。两组试验相比,除2—3龄幼虫期的A/C相差不显著外 ( $p > 0.05$ ),棉叶/桃组其它各龄幼虫对氮的同化效率均显著高于人工饲料组相应龄期的A/C (5龄,  $p < 0.05$ ; 4、6龄,  $p < 0.01$ )。这些结果说明,棉铃虫幼虫在发育后期对氮的利用效率逐渐降低,幼虫对食物氮的利用有一定的调节能力:取食含氮较多的人工饲料时,对氮的利用率较低;取食含氮较少的棉桃时,能更有效地利用食料中的含氮物质。

假设被同化的氮全部转化为虫体组织(包括幼虫期脱掉的头壳、表皮等)氮,并以后者与排出氮之和作为幼虫期摄入氮的估测值(Montgomery, 1982)组建平衡的氮收支式,则棉叶/桃组棉铃虫在整个幼虫期对食物氮的转化效率约比人工饲料组幼虫高10%(图4)。

## 三、氮消耗、生成和排泄速率

除取食嫩棉叶的2—3龄幼虫外,两组幼虫对食物氮的消耗速率NCR和虫体氮的生

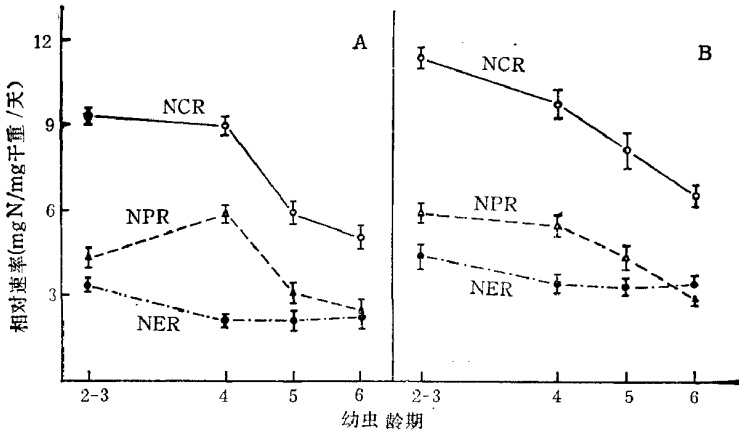


图3 幼虫期氮的消耗速率 NCR、生成速率 NPR 和排泄速率 NER  
( $M \pm SE$ , 测定虫数同图2)

A. 棉叶/桃组 B. 人工饲料组

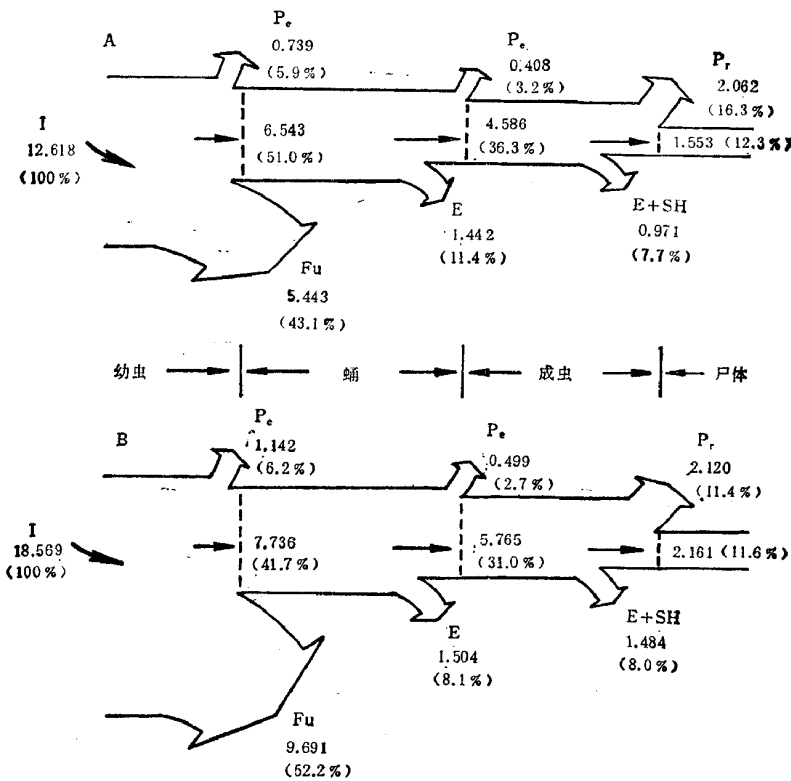


图4 幼虫取食棉叶/桃(A)和人工饲料(B)时,通过棉铃虫雌性个体的平均氮流(毫克 N/头)

I = 摄入;  $P_c$  = 虫蜕;  $P_r$  = 繁殖生产;  $F_u$  = 粪和尿; E = 排泄;  
SH = 脱落的鳞片和绒毛

成速率 NPR 均随着龄期的增加而降低。人工饲料组 6 龄幼虫的 NCR 和 NPR 分别为 2—3 龄幼虫的 57.8% 和 47.8%, 棉叶/桃组 6 龄幼虫的 NCR 和 NPR 分别为 4 龄幼虫

表 1 幼虫取食不同食料时羽化的成虫鲜重、含氮百分率、寿命和繁殖力(平均值±标准误差)

幼虫期食料		棉叶/桃	人工饲料
鲜重(毫克)	♀	142.5±3.60 (n = 30)	170.6±6.43** (n = 32)
	♂	130.9±3.23 (n = 30)	153.8±5.33** (n = 32)
含氮率(%) (毫克氮/毫克干重)	♀	7.82 (n = 2)	7.96 (n = 2)
	♂	7.61 (n = 2)	7.69 (n = 2)
寿命(天)	♀	17.7±1.32 (n = 15)	21.1±1.33 (n = 16)
	♂	25.0±1.86 (n = 15)	23.1±2.17 (n = 16)
产卵量/♀		1457.3±112.5(n = 15)	1526.7±106.6 (n = 16)

\*\* 表示两组试验数据之间的差异极显著 (P<0.01)

的 55.4% 和 41.0% (图 3)。两组试验相比, 取食人工饲料时各龄幼虫的 NCR 和 NPR 一般都要高 20—30%, 所以形成的蛹也大。棉叶/桃组 2—3 龄幼虫的 NCR 并不低, 但 NPR 却只有 4 龄幼虫的 70% 左右, 这也表明它不能有效地利用和转化嫩棉叶中的含氮物质。

四、氮在蛹和成虫期的转移

昆虫繁殖力强, 虫卵含氮百分率高。因此主要分析雌性个体化蛹后氮的转移情况(图 4)。在两组雌蛹含有的总氮中, 约有 71—74% 被转移到成虫体内, 6% 左右流入蛹壳, 其余的氮在成虫羽化时随排泄物排出体外。对人工饲料组 10 头雌蛾羽化时排泄物含氮量的实测值平均是 1.021 毫克/头, 约为计算值的 70%。

表 1 列出了成虫羽化时的生物量、含氮率、成虫寿命和繁殖力。幼虫取食人工饲料时羽化的雌、雄蛾均显著重于自然食料组的对应成虫, 各组雌、雄蛾平均鲜重之间的差异也是显著的 (p < 0.05)。人工饲料组雌蛾的平均寿命虽然较长, 但与自然食料组雌蛾相比, 差异并不显著(p > 0.05), 两组成虫的平均产卵量相差也不大 (p > 0.5)。

从氮的转化效率来看, 虽然两组雌蛾羽化后的含氮百分率和转移到虫卵中的氮都差不多, 但由于棉叶/桃组雌蛾羽化时个体较小, 含有的总氮量比人工饲料组雌蛾少得多, 所以前者用于繁衍后代的氮占成虫初期含氮量的百分率较后者高 8% 左右。人工饲料组雌蛾个体大, 含氮多, 寿命长, 成虫期排泄掉的氮以及由于鳞片、绒毛等脱落所损失的氮约比棉叶/桃组雌蛾生命期间该项损失多 50% 左右(图 4)。两者相比, 幼虫取食自然食料时, 雌蛾对氮的利用显然要经济、有效得多。

讨 论

棉铃虫幼虫在发育过程中对食物氮的消耗速率、虫体氮的生成速率和虫体含氮百分率逐渐降低, 发育后期的氮排出速率和粪便含氮百分率渐趋升高等都表明, 随着幼虫的发育成熟, 它对食物中氮的需要在比例上逐渐减少。本试验的结果结合含糖和水分较多的寄主植物器官对幼虫有较好营养效应的假设(钦俊德等, 1962) 可以比较合理地解释棉铃虫在田间的为害习性: 棉株生长点嫩叶和幼蕾含氮较多, 可以满足幼虫发育前期虫体氮

快速生成的需要;幼虫进入 4 龄后,虽然生物量增加很快,但虫体含氮百分率逐渐降低,脂类含量相应增加,蛹的脂类含量高达 30% 左右(吴坤君等,1984)。因此,幼虫在发育后期对食物中氮的需要逐渐减少,对碳水化合物的需要相应增加,后者是合成脂类的原料。脂类含有的能量多,是蛹期和成虫前期的主要能源底物(吴坤君等,1984,1985)。棉桃含糖较多、含氮较少(钦俊德等,1962),恰好符合幼虫发育后期的营养需要。棉铃虫的这种为害习性无疑是长期适应的结果。

昆虫对饲料中干物质的利用效率一般都随着幼虫的发育而降低(Waldbauer, 1968)。关于昆虫未成熟期对氮的利用效率虽然也有若干报道,但大多只涉及最后几个龄期,或者以整个未成熟期作为一个整体进行分析,后者实际上也主要反映了最后几个龄期的情况。例如,棉铃虫 5—6 龄幼虫期累积的氮就占整个幼虫期氮累积量的 90% 左右。对家蚕(*Bombyx mori*)和舞毒蛾(*Lymantria dispar*)幼虫龄别特征氮利用情况的详细研究表明,家蚕对桑叶中氮的利用效率从 1 龄幼虫的 75% 降低到末龄幼虫的 54% (雌)和 60% (雄)(Nakano 和 Monsi, 1968)。用人工饲料饲养时,舞毒蛾 1 龄幼虫对氮的同化效率是 74%,末龄雌、雄幼虫的相应值分别是 55% 和 51% (Montgomery, 1982)。棉铃虫幼虫在发育后期对氮的利用效率也是逐渐降低的(图 2)。既然这类昆虫在发育后期对食物中氮的需要逐渐减少,寄主植物含氮水平在一定范围内的波动就不大可能成为幼虫在发育后期生长的限制因素。这个推测与 White (1984) 的观点是一致的,他认为食料植物含氮量相对短缺对昆虫生长发育的严重影响主要发生在幼虫发育初期。

棉铃虫取食棉叶/桃和人工饲料时,整个幼虫期对氮的转化效率分别在 51% 和 42% 左右(图 4),与已经研究过的一些昆虫(Edwards, 1984)相比,居于中等水平。虽然人工饲料的含氮百分率比棉桃高得多(图 1),该组棉铃虫蛹含有的氮也比棉叶/桃组蛹多 20% 左右(图 4),但两组雌蛾的平均产卵量却相当接近(表 1)。这些结果表明,增加饲料的含氮量虽然能促进幼虫的生长,形成较大的蛹和成虫,但并不会大幅度提高棉铃虫成虫的繁殖力。看来,在一般情况下,棉桃中含有的氮已能满足棉铃虫正常发育和繁殖的需要。在田间观察到的高肥区棉田棉铃虫幼虫密度较大、为害较重的现象很可能是由于此类棉田棉株生长旺盛,对成虫产卵具有较强吸引力的缘故。此外,多施氮肥能增加棉桃含氮量,促进棉铃虫幼虫的生长,形成较大的蛹(曾益良等,1982),导致越冬死亡率降低,次春第一代成虫的繁殖力较强,高肥区棉田通过这条途径影响棉铃虫发生数量的可能性也是不能排除的。

## 参 考 文 献

- 中国土壤学会土壤分析专业委员会编 1974 土壤常规分析方法。科学出版社。35—40 页。  
 孟祥玲、张广学、任时珍 1962 棉铃虫的生物学进一步研究。昆虫学报 11(1): 71—82。  
 钦俊德、李丽英、魏定义、王振东 1962 关于棉铃虫食性和营养的某些特点。昆虫学报 11(4): 327—40。  
 曾益良、龚佩瑜、姜立荣、张梅林 1982 施氮量对棉株和棉铃虫的影响。昆虫学报 25(1): 16—23。  
 吴坤君、龚佩瑜 1984 棉铃虫的呼吸代谢。昆虫学报 27(2): 128—35。  
 吴坤君 1985 棉铃虫的紫云英-麦胚人工饲料。昆虫学报 28(1): 22—9。  
 吴坤君、龚佩瑜、李秀珍 1985 棉铃虫成虫的呼吸代谢及其能量消耗。生态学报 5(2): 147—56。  
 Edwards, P. B. & J. A. Wightman 1984 Energy and nitrogen budgets for larval and adult *Paropsis charybdis* Stål (Coleoptera: Chrysomelidae) feeding on *Eucalyptus viminalis*. *Oecologia (Berlin)* 61: 302—10.  
 Gordon, H. T. 1968 Quantitative aspects of insect nutrition. *Am. Zool.* 8: 131—8.

- Mattson, W. J. 1980 Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 119—61.
- Montgomery, M. E. 1982 Life-cycle nitrogen budget for the gypsy moth, *Lymantria dispar*, reared on artificial diet. *J. Insect Physiol.* 28: 437—42.
- Nakano, K. & M. Monsi 1968 An experimental approach to some quantitative aspects of grazing by silkworm (*Bombyx mori*). *Jap. J. Ecol.* 18: 217—30.
- Tuomi, J.; Niemela, P.; Haukioja, E.; Siren, S. & S. Neuvonen 1984 Nutrient stress: an explanation for plant anti-herbivore responses to defoliation. *Oecologia* 61: 208—10.
- Waldbauer, G. P. 1968 The consumption and utilization of food by insects. *Adv. Insect Physiol.* 5: 229—88.
- White, T. C. R. 1978 The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* 33: 71—86.
- 1984 The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63: 90—105.

## THE INTAKE AND UTILIZATION OF DIETARY NITROGEN BY THE COTTON BOLLWORM *HELIOTHIS ARMIGERA* (HÜBNER)

WU KUN-JUN GONG PEI-YU LI XIU-ZHEN

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

The intake and assimilation of dietary nitrogen by the cotton bollworm *Heliothis armigera* (Hübner) are studied by rearing the larvae from the second instar on either young cotton leaves/bolls or lucerne-wheat germ artificial diet at 25°C. Attention has been paid on the orientation of metabolic flow of the nitrogen in the life course of this species. It is found that the larvae in later stages differ from those in the second and third instars in having decreasing rates in nitrogen intake and utilization as they grow, as shown in the analysis of nitrogen contained in the collected faeces. The assimilation efficiency of nitrogen by the larvae seems to decline significantly during the last three instars, indicating the shift of metabolic tempo as they grow and mature. However, they used to retain in proportion more nitrogen from the cotton bolls than from the artificial diet which has a higher nitrogen content than the bolls. It is estimated that about 45% of the nitrogen in the female moths from the plant-fed larvae was used for egg production as compared to 37% of that from the artificial diet-fed larvae.

**Key words** *Heliothis armigera*—nitrogen budget